ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Arbeiten des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. Wiener Universität.

XVI. Untersuchungen über den Einfluss der Beleuchtung auf das Eindringen der Keimwurzeln in den Boden.

Von Dr. **Carl Richter.**

1.

Einleitung.

Mein verehrter Lehrer, Herr Professor Wiesner, machte die Beobachtung, dass gewisse Samen (Klee, Weizen etc.), wenn sie oberflächlich am Boden liegend keimen, ihre Keimwurzeln, wenigstens unter den Umständen, welche im betreffenden Falle obwalteten, leichter in den Boden treiben, wenn sie dem Lichte ausgesetzt sind, als wenn die Pflänzchen dunkel gehalten werden. Von Herrn Professor Wiesner angeregt, unternahm ich es, der Ursache dieser merkwürdigen Erscheinung genauer nachzuforschen.

In der Literatur fand sich über den in Rede stehenden Gegenstand so gut wie gar nichts vor. Die einzige Arbeit, welche dem Anscheine nach wenigstens Bezug auf den zu untersuchenden Gegenstand hatte, war eine von M. Payer veröffentlichte Abhandlung[1] über das Eindringen der Keimwurzeln in Quecksilber; alle übrigen nur irgendwie von Wichtigkeit erscheinenden Angaben, bestanden nur aus einzelnen Notizen in verschiedenen Abhandlungen, Hand- und Lehrbüchern, die, soweit sie von Belang sind, am betreffenden Orte namhaft gemacht werden sollen.

Nach einem vorläufigen Versuche, welcher die früheren Beobachtungen wenigstens theilweise bestätigte, stellte sich die

---

[1] Comptes rendus, XVIII 1844, p. 993.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Aufgabe zunächst dahin, zu ermitteln, welchen Einfluss das Licht auf die Keimwurzeln überhaupt habe. Es lag wohl hier am nächsten, den negativen Heliotropismus als Ursache der fraglichen Erscheinung anzunehmen. Anderseits war es auch nicht unmöglich, dass das Etiolement und die Unfähigkeit der Pflanze zu assimiliren, den Wurzeln ihre Fähigkeit, in den Boden einzudringen, raube. Ferner war ja auch möglich, dass die normalen Entwicklungsverhältnisse, sowie auch ein directer Einfluss der thermischen Kraft des Lichtes irgend welche Bedeutung erlangen; wie ja überhaupt von vorneherein anzunehmen war, dass die Pflanze, je günstiger die Bedingungen zu ihrer Entwicklung sind, gewiss auch desto befähigter werde, einzelne Hindernisse, welche sich ihr entgegenstellen, zu überwinden. Alle diese Verhältnisse mussten nun einzeln beobachtet werden, bevor sich die Frage mit irgend welcher Sicherheit beantworten liess.

Was zunächst die heliotropischen Erscheinungen betrifft, so lag, da schon bei den ersten Versuchen verschiedene Pflanzen ein verschiedenes Verhalten zeigten, der Gedanke nahe, dass der Heliotropismus der Wurzeln bei verschiedenen Pflanzen ein verschiedener sei, und dieselben waren wohl vor Allem nach dieser Richtung hin zu prüfen. Bei dieser Untersuchung war es aber nothwendig, alle Beobachtungsfehler nach Möglichkeit auszuschliessen, welche sich etwa durch reflectirtes Licht, ungleiche oder wechselnde Beleuchtung u. dergl. m. hätten einschleichen können. Herr Professor Wiesner liess daher beim Mechaniker Rohrbeck in Wien eigene Gefässe zu diesen Untersuchungen anfertigen. Dieselben bestanden aus Cylindergläsern, deren Wände bis auf einen etwa 1 Cm. breiten Verticalstreifen mit mattem schwarzen Email überzogen waren; den Deckel dieser Gläser bildeten angepasste Platten aus Hartkautschuk, welche zur Aufnahme der Keimlinge mit ein bis drei runden Öffnungen versehen waren. Da bei dieser Beobachtungsweise die Samen auf Keimschalen zur Keimung gebracht werden mussten und zum Versuche erst verwendet werden konnten, wenn die Keimwurzeln bereits eine Länge von 1—2 Cm. hatten, so war insoferne ein Beobachtungsfehler zu befürchten, als bei der Entfernung der Keimlinge aus den Keimschalen sowohl, als auch bei der Befestigung derselben in den Deckeln der Gläser eine

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Beschädigung der zarten Keimwurzeln sehr leicht möglich war. Es mussten somit Controlversuche angestellt werden, und zwar geschah diess in der Weise, dass anstatt der Kautschukplatten eine etwa 1 Cm. dicke Schicht von Watte zum Bedecken der mit Wasser gefüllten Gläser benützt wurde, auf welcher die Samen von Anfang ruhig liegen blieben, und welche den Pflänzchen einerseits den nöthigen Halt bot, anderseits die Keimwurzeln ohne die geringste Schwierigkeit in das im Glase befindliche Wasser gelangen liess. Allerdings waren diese Versuche nicht vollkommen verlässlich, insofern nämlich, als die Watteschicht immerhin einiges Licht reflectiren vielleicht auch durchlassen konnte, während andererseits diese Methode wieder den Vortheil bot, dass die Pflänzchen in der Watte viel weniger gepresst und im Dickenwachsthume gehindert wurden, als bei den Kautschukplatten im günstigsten Falle zu ermöglichen war.

Um endlich vom Wechsel des Tageslichtes unabhängig zu sein, wurden die Versuche nicht nur hier, sondern auch in einem vollständig dunkel gehaltenen Zimmer im Gaslichte ausgeführt das wie eine genauere Prüfung zeigte, zu diesen Versuchen vollkommen brauchbar ist.

Mit Bezug auf die Erscheinung im Allgemeinen wäre jedoch zu bemerken, dass die bei der Keimung oberflächlich liegenden Samen gewiss nur einen kleinen Theil der zur vollen Entwicklung gelangenden Pflanzenkeime ausmachen. Zunächst begünstigt ja schon, wenigstens bei feuchtem Boden, das eigene Gewicht des Samens sein Einsinken, der fallende Regen schlägt das Samenkorn ebenfalls in den Boden, ferner ist bei der grossen Menge Staub und Partikeln fester Körper, welche sich beständig aus der Atmosphäre, namentlich wenn dieselbe ruhig ist, ablagert, wohl auch anzunehmen, dass wenigstens eine leichte Decke über den Samen zu liegen kommt; endlich wäre vielleicht auch noch darauf Rücksicht zu nehmen, dass auf ganz trockenem, hartem Boden, wo der Same wirklich oberflächlich liegen bleibt, derselbe nur selten keimen dürfte, und überhaupt alle oberflächlich liegenden Samen der grossen Gefahr ausgesetzt sind, durch Thiere vernichtet zu werden.

Der Angabe Hunt's, dass das Licht die Keimung der Samen vollständig hindere, dürfte heute wohl von Niemandem

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

mehr irgend eine Bedeutung beigemessen werden[1]; sie beruht nach meinen Beobachtungen auf einem Irrthume, dessen theilweise Erklärung weiter unten versucht werden soll; doch wäre dieser Umstand überhaupt nur von untergeordneter Bedeutung, da ja die Samen bei dem regelmässigen Wechsel von Tag und Nacht auch immer einige Zeit im Dunkeln sich befinden.

Da der negative Heliotropismus der Wurzeln die zu prüfende Erscheinung am einfachsten erklären würde, so erscheint es am zweckmässigsten, vor Allem die Bedeutung dieser Eigenschaft festzustellen; im Anschlusse an diese Untersuchungen müsste sich dann die Besprechung der Abhängigkeit der geotropischen oder anderer Krümmungserscheinungen vom Lichte, sowie der Bedeutung dieser Krümmungen in Bezug auf die Lösung unserer Aufgabe überhaupt anschliessen. Erst wenn wir auf diesem Wege zu dem gewünschten Ziele nicht gelangen konnten, wird es sich empfehlen, den Einfluss des Lichtes auf die Entwicklung der Keimwurzeln und Keimlinge im Allgemeinen ins Auge zu fassen und zu versuchen, ob nicht auf diese Weise eine Erklärung der uns vorliegenden merkwürdigen Erscheinung möglich sei.

2.

Der Heliotropismus der Wurzeln.

In den meisten Lehrbüchern finden sich nebst den Angaben über den meist positiven Heliotropismus der oberirdischen Organe auch solche über das Verhalten der Wurzeln gegen das Licht. Diese Angaben stimmen jedoch untereinander keineswegs überein; so führt Hofmeister[2] die Keimwurzeln von *Mirabilis Jalappa*, L. ausdrücklich als negativ heliotropische Organe an, während Sachs[3] sagt, sie krümmen sich concav gegen das Licht. Zahlreiche Wurzeln sollen nun nach der Angabe des letzteren Forschers positiv heliotropisch sein, während andere, so namentlich die Keimwurzeln von *Cichoriaceen* und *Cruciferen*, wie beide genannten Forscher übereinstimmend anführen, negativen Heliotropismus zeigen sollen. Erst in jüngster Zeit wurde

[1] Bot. Zeitung, 1851. Übersetzt v. S. Susmann; vgl. auch Rochleder. Phytochemie, 1858, p. 180.

[2] Lehre von der Pflanzenzelle, 1867, p. 292.

[3] Experimental-Physiologie, 1865, p. 41.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

durch Professor Wiesner[1] dieser Gegenstand genauer untersucht und gezeigt, wie die Wurzeln auf Heliotropismus zu prüfen seien. Diess geschah in der Weise, dass die Keimlinge derart gezogen wurden, dass man dieselben auf einer Scheibe, die um eine horizontale Axe rotirte, befestigen konnte, während ihre Wurzeln in mit Wasser gefüllte Glasgefässe ragten, und so dem Lichte ausgesetzt waren. Durch die Rotation in der verticalen Ebene wurde hier der Einfluss des Geotropismus vollständig annullirt und die Beobachtung der hier allein auftretenden heliotropischen Krümmungen bedeutend erleichtert. Sind nun auch die hier gewonnenen Resultate ganz zweifellos feststehend, so scheint es doch gerathen, den Heliotropismus in seinem Zusammenwirken mit dem Geotropismus noch etwas ins Auge zu fassen, um seine Bedeutung für die Einwurzelung der Keimlinge mit Sicherheit bestimmen zu können, da ja hier immer eine gleichzeitige Einwirkung von Geotropismus und Heliotropismus eintreten müsste, und dem letzteren eben nur dann grössere Wichtigkeit beigelegt werden könnte, wenn sein Auftreten an ruhend wachsenden Keimlingen ein ganz augenfälliges wäre.

Bevor ich jedoch auf die eingehendere Besprechung meiner diessbezüglichen Beobachtungen übergehe, möge hier noch eine Notiz über einen zuerst von Meyen angestellten Versuch Raum finden. Dieser Forscher führt nämlich als Beleg dafür, dass die Keimwurzeln von *Phaseolus*, welche jedoch nach Sachs, wenigstens in intensivem Lichte positiven Heliotropismus zeigen sollen,[2] negativ heliotropisch sind, in seiner Pflanzenphysiologie[3] Folgendes an: Wenn man einen Keimling von *Phaseolus*, dessen Wurzel etwa einen Zoll lang ist, aus der Erde herausnimmt und in feuchtem Moos derart einsetzt, dass die Wurzel senkrecht mit der Spitze nach oben steht, und dann um die nöthige Feuchtigkeit zu erhalten, das Ganze mit einem Becherglase bedeckt, so krümme sich die Wurzel in Folge ihres Geotropismus schon nach Verlauf von einigen Stunden an ihrer Spitze wieder nach abwärts,

---

[1] Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Denkschriften d. kais. Akademie der Wissenschaften zu Wien, 39. Bd., p. 58 des Separatabdruckes.

[2] A. oben ang. Orte.

[3] Berlin, 1839, III, p. 582.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

jedoch immer so, dass die convexe Seite der Krümmung, wie Meyen meint, in Folge des negativen Heliotropismus, dem Lichte zugekehrt sei. Die Prüfung der Richtigkeit dieser Angabe war um so interessanter, als dieselbe in directem Widerspruche mit der Sachs'schen Behauptung, die Wurzeln von *Phaseolus* seien positiv heliotropisch, steht.

Der erste Versuch, den ich genau nach Meyen's Anleitung ausführte, ergab nicht die geringste Bestätigung der oben angeführten Angaben. Von den beiden Keimlingen, welche zu dem Versuche verwendet worden waren, und welche absichtlich so gestellt wurden, dass ihre Cotylenpaare eine verschiedene Stellung gegen das Licht einnahmen, zeigte der eine geradezu eine Krümmung seiner Wurzel dem Lichte entgegen, während die Wurzel des anderen in einer Ebene sich krümmte, welche senkrecht auf der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen stand. Der Versuch musste also wiederholt werden. Nach etwa 24 Stunden waren wieder beide Wurzelspitzen nach abwärts gekrümmt; diessmal die eine allerdings in dem von Meyen beschriebenen Sinne, die zweite jedoch abermals in einer auf die Lichtstrahlen senkrechten Ebene. Der Versuch wurde nun dahin fortgesetzt, dass die Keimlinge so gestellt wurden, dass die Wurzelspitzen abermals nach aufwärts gerichtet waren. Die abwärts gekrümmten Spitzen am nächsten Tage zeigten nun nicht, wie eigentlich zu erwarten gewesen wäre, die Krümmung in derselben Weise gegen das einfallende Licht orientirt, wie am vorhergegangenen Tage, sondern dieselbe Seite der Wurzel, die das erste Mal schwächer gewachsen war, wuchs auch am zweiten Tage weniger, so dass die Wurzeln nach 48 Stunden schraubig eingerollt erschienen, während sie so gestellt worden waren, dass eine S-förmige Krümmung zu erwarten war. Diese Unregelmässigkeiten liessen es nicht unmöglich erscheinen, dass die Richtung der Krümmung überhaupt vom Lichte unabhängig sei, und vielmehr mit dem inneren Baue der Pflanze in innigem Zusammenhange stehe. Über diesen Punkt mussten nun wohl die Versuche mit den oben beschriebenen Gläsern Aufschluss geben.

Diese Versuche wurden im Gaslichte angestellt, um den Einfluss des Wechsels von Tag und Nacht zu beseitigen. Anfangs liess sich hier nun gar keine Regel für die Richtung, welche die

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wurzeln gegen das Licht einnehmen, abstrahiren, da sich die Beobachtungen scheinbar direct widersprachen, erst als auch die Stellung der Cotylen gegen das Licht in Rechnung gezogen wurde, konnte man erkennen, dass diese es sind, welche die Richtung der Wurzel bedingen. Dieselben stellen sich nämlich nach einiger Zeit immer in die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen, während die Wurzel nach jener Seite hin wächst, nach welcher die Spitzen der Cotylen hin liegen, so zwar, dass Stengel, Wurzel und Cotylen immer in ein und derselben Ebene liegen, nämlich in der des einfallenden Lichtes; die Richtungen der Cotylen und der Wurzeln bilden aber immer einen spitzen Winkel. Ob nun diese Erscheinung durch die Eigenschaften der Cotylen oder des Stengels bedingt werde, hatte in dem speciellen Falle nur untergeordneteres Interesse, da es sich ja zunächst um die Erforschung des Heliotropismus der Wurzel handelte; dass dieser jedoch im besprochenen Falle ohne wesentlichen Einfluss bleibt, wenn er überhaupt vorhanden ist, dürfte der Umstand, dass die Richtung der Wurzel den übrigen Pflanzentheilen gegenüber, nicht aber gegen das Licht constant bleibt, wohl ausser Zweifel setzen. Es möge hier auch bemerkt werden, dass Pflanzen aus der Famile der *Papilionaceen* sich überhaupt bald als ziemlich untaugliches Material zur Beobachtung des Heliotropismus der Wurzeln erwiesen. Die Wurzeln wuchsen grösstentheils ohne jede Rücksicht auf das Licht bald hierhin, bald dorthin, während auch die Schwierigkeiten, welche auftreten, wenn man es versucht, grössere Samen von *Papilionaceen*, oberflächlich am Boden liegend zum Keimen und die Keimlinge zu normaler Entwickelung zu bringen, ein sicheres Resultat zur Beantwortung der Einwurzelungsfrage nicht erwarten liessen. Es wurden daher die Pflanzen der genannten Familie nur mehr in einzelnen Fällen als Versuchsmaterial benützt, und für die wichtigeren Untersuchungen andere, tauglicher scheinende Arten gewählt.

Allein auch hier ergaben die Versuche nicht die gewünschten Resultate. Die Wahl des Versuchsmateriales wurde hier vor Allem durch die Grösse des Einflusses bestimmt, welchen das Licht bei der Einwurzelung zeigte. Bei den ersten Versuchen war es nun namentlich der Weizen, welcher eine auffallende Differenz

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

in Bezug auf sein Verhalten in Licht und Dunkel erkennen liess; daher wurden vor Allem die Wurzeln dieser Pflanze geprüft. Auffallenderweise nun zeigte sich hier eine stark positiv heliotropische Tendenz; stimmte nun schon diese Erscheinung durchaus nicht mit der Annahme, dass der negative Heliotropismus der Wurzeln die Ursache ihres leichteren Eindringens in den Boden am Lichte sei, so wurde der Heliotropismus dieser Wurzeln durch die Controlversuche auf Baumwolle (bisher waren die Pflänzchen in den Kautschukdeckeln befestigt worden, siehe oben) überhaupt in Frage gestellt, da sich hier im Widerspruche zu den bisher ziemlich constanten Erscheinungen ziemlich indifferentes Verhalten gegen das Licht, ja selbst schwacher negativer Heliotropismus zeigte. Gerste, bei welcher die Erscheinungen in Bezug auf Einwurzelung vollkommen mit denen beim Weizen übereinstimmten, zeigte bei den Versuchen auf Watte, sowohl gegen, als vom Lichte geneigte Wurzeln.

Sinapis alba, L. die einzige Pflanze mit Bodenwurzeln, welcher von allen Forschern negativer Heliotropismus der Wurzeln zuerkannt wurde, war nunmehr das interessanteste Object, umso mehr, als die Einwurzelung in derselben Weise erfolgte, wie beim Weizen. Hier fand ich nun allerdings negativen Heliotropismus, der ja auch bei dieser Pflanze, sowie bei *Lepidium* und *Helianthus* durch Professor Wiesner's oben besprochene Rotationsversuche ausser allem Zweifel stand, doch schien es sehr gewagt, demselben eine grössere Bedeutung für die Lösung der vorliegenden Aufgabe beizumessen, da sehr geringfügige Umstände oft einen bedeutenden Einfluss auf die Art der Wurzelkrümmung ausübten, während sich die Keimwurzeln in Betreff des Eindringens in den Boden immer gleich verhielten. Ebenso erschien mir das negativ heliotropische *Lepidium sativum*, L. sehr veränderlich, was von um so grösserem Interesse war, als Payer gerade mit dieser Pflanze seine Versuche über das Eindringen der Keimwurzeln in Quecksilber anstellte, welches hier gelang, hingegen bei *Polygonum Fagopyrum*, L. nicht zu erreichen war, obwohl dieses nach meinen Beobachtungen viel stärker negativ heliotropische Wurzeln hat.

Aus dem bisher Gesagten lässt sich wohl schliessen, dass der negative Heliotropismus der Wurzeln sich eben nur dann vollständig sicher nachweisen lässt, wenn man die Einwirkung des

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Geotropismus nach Möglichkeit aufhebt. Auch der Umstand, dass sowohl nach allen vorliegenden Angaben älterer Autoren, als auch nach meinen eigenen Beobachtungen, die Keimwurzeln nur zum Theil ausgesprochen negativ heliotropisch erscheinen, zeigt, dass diese Eigenschaft in unserem Falle von geringer Bedeutung ist. In Bezug auf das Eindringen in den Boden verhalten sich die Keimwurzeln aller von mir geprüften Pflanzenarten im Wesentlichen vollständig gleich.

Ebenso wie diese directen Beobachtungen der Richtung, welche die Wurzeln dem Lichte gegenüber einnehmen, sprachen die Versuche im verschiedenfarbigen Lichte gegen die Annahme des negativen Heliotropismus als Erklärung des leichteren Eindringens der Wurzeln im Lichte, indem das Eindringen der Keimwurzeln bei *Helianthus*, die ja ausgesprochen negativ heliotropisch sind, durch Anwendung von blauem Lichte geradezu verhindert wurde, während ja heliotropische Erscheinungen durch blaues Licht gerade begünstigt werden.

Da also, wie wir gesehen haben, die leichtere Einwurzelung der Keimlinge im Lichte durch den negativen Heliotropismus nicht zu erklären ist, ja, dass dieser bei den echten Wurzeln überhaupt sehr schwer mit Sicherheit festzustellen ist und durch den stets viel stärker ausgeprägten Geotropismus sehr zurückgedrängt wird, so müssen wir auf eine andere Erklärungsweise obiger Erscheinung bedacht sein, und es möge über den Heliotropismus der Wurzeln hier nur noch eine kleine, wie ich glaube, jedoch nicht unwichtige Bemerkung Platz finden. Sachs [1] gibt nämlich an, dass die eigenthümliche Zickzackgestalt, welche die unter dem wechselnden Einflusse des Tageslichtes gezogenen Wurzeln erkennen lassen, daher rühre, dass die durch das Licht bewirkte Krümmung nachts, wo die Wurzel unter dem alleinigen Einflusse der Schwerkraft weiter wächst, durch den Geotropismus derselben wieder theilweise ausgeglichen wird, und die Wurzel nun wieder vertical nach abwärts wächst. Nach meinen Beobachtungen jedoch ist diese Erscheinung gewiss auf andere Weise zu erklären, da die Wurzeln, sowohl unter beständiger Einwirkung des Gaslichtes, als in vollständiger Dunkelheit gezogen, dieselbe

[1] Experimental-Physiologie, p. 41.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Gestalt zeigen, diese also vom Wechsel von Tag und Nacht unabhängig erscheint.

Für oberirdische Keimlingsaxen wurde von Prof. Wiesner[1] eine ähnliche Erscheinung nachgewiesen und mit dem Namen „Undulirende Nutation" belegt. Diese Erscheinung ist ebenfalls von der Einwirkung des Lichtes unabhängig und ist gerade in vollständiger Dunkelheit am klarsten ausgeprägt; es ist wohl anzunehmen, dass wir es bei den Wurzeln mit einer ähnlichen Nutationserscheinung zu thun haben.

3.

Einfluss der Veränderung der allgemeinen Lebensbedingungen der Pflanzen auf die Entwickelung ihrer Keimwurzeln.

Der Versuch, das verschiedene Verhalten der Keimwurzeln in Licht und Dunkel durch den negativen Heliotropismus zu erklären, war, wie wir gesehen haben, nicht gelungen, und man musste daher darauf bedacht sein, eine andere Erklärungsweise ausfindig zu machen. Hier lag es nun vor Allem nahe, anzunehmen, dass die Abwärtskrümmung der Wurzel irgendwie durch das Licht, begünstigt werde. Diess konnte nun in verschiedener Weise geschehen. Zunächst konnte der positive Geotropismus indirect durch das Licht erhöht werden, sofern das Licht eine Begünstigung des Längenwachsthums bewirken sollte; war diess der Fall, so mussten jedenfalls die im Dunkeln gezogenen Keimwurzeln weniger energische geotropische Krümmungen erkennen lassen, als die im Lichte. Dieser Annahme widersprachen jedoch die beobachteten Thatsachen, indem auch die im Dunkeln entwickelten Wurzeln mit ihrer Spitze senkrecht nach abwärts standen und der Unterchied gegenüber den im Lichte gewachsenen sich darin äusserte, dass, während bei diesen das älteste Stück der Wurzel sofort fest am Boden auflag, und die Spitze ohne Schwierigkeit in den Boden eindrang, bei jenen das Wachsthum der Wurzel, statt ein Eindringen in die Erde hervorzurufen, ein Abheben des älteren Theiles der Wurzel von ihrer Unterlage

[1] Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, 77. Band, Jänner 1878.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zur Folge hatte, so dass dieselbe einen Bogen über der Erde darstellte, ohne dass ihre Spitze in den Boden drang. Durch diese Beobachtung wurde in mir der Gedanke rege gemacht, ob nicht der Grund der leichteren Einwurzelung im Lichte weniger in der Art des Wachsthumes der Wurzelspitze selbst, als vielmehr in der Beschaffenheit der älteren Theile der Keimwurzeln liege. Spätere Versuche, die jedoch erst weiter unten ausführlicher besprochen werden können, bestärkten mich in dieser Ansicht, da ich sah, dass ein Belasten der Samen und des ältesten Wurzeltheiles eine leichtere Einwurzelung zur Folge hatte.

Hier war es nun nicht nur möglich, sondern sogar wahrscheinlich, dass das Licht, welches die kräftigere Entwicklung der Wurzeln beförderte und ihnen so ihre Fähigkeit, in den älteren Theilen sich zu krümmen, raubte, auch mittelbar eine Begünstigung der Krümmung an der Spitze, welche für das Eindringen dieses letzteren in den Boden von Bedeutung ist, hervorrufe. Durch das festere Aufliegen auf der Erde wird nämlich jedenfalls der Reiz auf die Unterseite der Wurzel erhöht und so der krümmungsfähige Theil derselben in den Stand gesetzt, den ihm durch den Boden gebotenen Widerstand zu überwinden.

Eine durch die Feuchtigkeit des Bodens bewirkte Abwärtskrümmung und ein dadurch begünstigtes Eindringen war wohl von vornherein nicht unwahrscheinlich; doch zeigten Versuche im absolut feuchten Raume, dass eine Erhöhung der Luftfeuchtigkeit eher eine Begünstigung als Hemmung der Einwurzelung zur Folge hatte. Bei der Einwurzelung im Lichte ist somit Hydrotropismus nicht im Spiele.

Die einzige Krümmungserscheinung, welche für uns von Bedeutung war, war somit die Reizkrümmung, diese jedoch auch nur insoferne, als sie durch das festere Aufliegen des älteren Wurzeltheiles im Lichte durch dieses eine mittelbare Begünstigung erfährt. Inwiefern aber dieses Aufliegen selbst hervorgerufen, beziehungweise diesem Pflanzentheile durch das Licht die Fähigkeit, sich zu krümmen, rascher genommen wird als im Dunkeln, war noch immer zweifelhaft. Zwar war schon von Hunt [1] beobachtet worden und wurde dieser Punkt von mir bestätigt

[1] Bot. Zeitung 1851 s. oben.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

gefunden, dass bei etiolirten Pflanzen die Verholzung der Zellmembranen und die Bildung von Bastbündeln sehr gehemmt ist. Dadurch war nun allerdings eine Erklärung der länger andauernden Biegsamkeit gegeben, doch musste die Sache jedenfalls noch genauer untersucht werden.

War nun das Etiolement die Ursache des Nichteindringens der Wurzeln im Dunkeln, so mussten dieselben auch in den Boden eindringen, wenn nur die oberirdischen Organe dem Lichte ausgesetzt waren, und sie selbst im Dunkeln blieben. Um diess zu ermitteln, waren Weizenkeimlinge in einer der oben beschriebenen Hartkautschukplatten befestigt worden, und diese auf einem halb mit Erde gefüllten Blumentopf fest aufgepasst worden. Die Wurzeln berührten die Erde noch nicht und waren vor Beleuchtung vollständig geschützt. In der That waren nach zwei Tagen sämmtliche Wurzeln in den Boden eingedrungen; dieses für unsere Annahme scheinbar sehr günstige Resultat wurde jedoch sofort durch das Ergebniss eines anderen Versuches stark in den Hintergrund gedrängt.

Die ersten von mir angestellten Versuche waren nämlich im Februar bei einer Temperatur von 12—14° C. angestellt worden. Seither waren mehr denn zwei Monate verstrichen, und die Temperatur war in allen mir zu Gebote stehenden Räumen bedeutend gestiegen. Namentlich in dem mit Gas beleuchteten Raume stand die Temperatur constant über 20° C. Es schien nun mit Rücksicht auf diese Umstände geboten, nachzusehen, ob auch unter diesen veränderten Verhältnissen der frühere Unterschied im Verhalten der Keimlinge in Licht und Dunkel aufrecht blieb. Auffallenderweise war diess nun nicht der Fall: die jungen Weizenpflanzen waren binnen kurzer Zeit in Licht und Dunkel gleich fest eingewurzelt. Eine genauere Prüfung anderer Pflanzen zeigte, dass das Verhalten der Wurzeln überall wesentlich von der Temperatur abhängig sei, und zwar in der Art, dass dieselben auch nur bei einer gewissen Minimaltemperatur im Lichte, bei entsprechend erhöhter Temperatur aber auch im Dunkeln in den Boden eindringen.

Diese unteren Temperaturgrenzen erscheinen für verschiedene Pflanzen sehr verschieden, stehen jedoch in innigem Zusammenhange mit den Temperaturgrenzen, beziehungsweise

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

dem Temperaturoptimum für die Keimung. In welcher Weise diess der Fall ist, mag nachfolgende Tabelle zeigen, in welcher die unteren Temperaturgrenzen der Einwurzelung gleichzeitig mit dem Optimum und Minimum der Keimungstemperaturen [1] angeführt sind:

Pflanzenspecies	Temperaturminimum für die Einwurzelung		Minimum	Optimum	Maximum
	im Lichte	im Dunkel	der Keimungstemperatur		
Zea Mais, L.	circa 20° C.	über 23° C.	8—10° C.	32—35°	40—44°
Triticum vulgare, L.	unter 12° C.	19—20° C.	3—4·5° C.	25°	30—32°
Hordeum distichum, L.	unter 20° C.		3—4·5° C.	20°	28—30°
Cannabis sativa, L.	circa 26° C.	noch höher	1—2° C.	35°	45°
Polygonum Fagopyrum, L.	unter 18° C.	circa 19° C.	—[2]	—	—
Helianthus annuus, L.	circa 20° C.	über 23° C.	8—9° C.	28°	35°
Sinapis alba L.	unter 15° C.		1° C.	?	?
Lepidium sativum, L.	unter 14° C.	circa 17° C.	—[2]	—	—
Linum usitatissimum, L.	circa 18° C.	circa 25° C.	2—3° C.	25°	30°
Trifolium pratense, L.	unter 14° C.	16—17° C.	1° C.	30°	37°
Vicia sativa, L.	unter 14° C.	über 20° C.	1—2° C.	30°	35°
Pisum sativum, L.	unter 16° C.	circa 23° C.	1—2° C.	30°	35°
Phaseolus multiflorus, Lam.	über 21° C.		10° C.	32°	37°

Die Angaben der Minima der Temperaturen für die Einwurzelung beziehen sich auf jene Versuche, bei denen gewöhnliche Gartenerde als Substrat verwendet wurde. Wesentlich anders verhielten sich die Wurzeln, wenn man andere Unterlagen wählte, z. B. grobe Sägespäne; hier drangen sämmtliche von mir beobachtete Keimwurzeln, sowohl im Lichte als im Dunkel bei viel niedrigeren Temperaturen als oben angegeben wurden, ein, dagegen war es nicht möglich, ein Eindringen derselben in sehr fein zerfeiltes Buchenholz *(Fagus silvatica)* zu erzwingen, ebenso wie auch gut ausgewaschener Wellsand den eindringenden Wurzeln ein nahezu unüberwindliches Hinderniss zu bieten scheint. Es hat somit den Anschein, als ob sowohl grössere

[1] Diese Angaben sind entnommen: Fr. Haberlandt, Landwirthschaftlicher Pflanzenbau. Wien 1879, p. 43—44.

[2] Fehlen die Angaben.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Zwischenräume der einzelnen Theilchen, welche den Boden zusammensetzen, als auch eine gewisse Geschmeidigkeit und Plasticität des Erdreiches im Stande sei, den Wurzeln das Eindringen zu erleichtern, da feuchte Erde, welche durch Schlemmen von Gartenerde möglichst fein gemacht und von allen gröberen Beimengungen gereinigt worden war, den Pflanzen kein wesentliches Hinderniss entgegensetzte.

Durch die hier angeführten Beobachtungen war nun allerdings der Einfluss der Temperatur auf die Einwurzelung der Keimpflanzen ausser allen Zweifel gestellt, auch die grosse Verschiedenheit der Temperaturminima lässt sich aus den oben beigegebenen Keimungstemperaturgrenzen sehr einfach erklären, wie aber dieser Einfluss der Wärme mit dem des Lichtes in unmittelbaren Zusammenhang zu bringen sei, erschien noch immer nicht vollkommen klargestellt. Es wurden nun zunächst Versuche in verschiedenfarbigem Lichte angestellt, dieselben zeigten nun ziemlich deutlich, dass das Licht hauptsächlich durch seine thermische Kraft wirke. Es wurden nämlich gequollene Samen von *Helianthus* und *Pisum* unter doppelwandigen Glasglocken, welche mit verschiedenen absorbirenden Flüssigkeiten gefüllt waren, zum Keimen gebracht. Als lichtabsorbirende Flüssigkeiten wurden angewendet: eine gesättigte Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff, welche nur dunkle Wärmestrahlen hindurchliess; eine Mischung von Lösungen von übermangansaurem und doppeltchromsaurem Kalium,[1] dieselbe lässt die rothen Lichtstrahlen zwischen den Frauenhoffer'schen Linien *A* und *B* durch; eine Lösung von doppeltchromsaurem Kalium für die schwachbrechbare Hälfte des Spectrums bis zur Linie 64[2] und endlich Kupferoxydammoniak für die starkbrechbaren Strahlen von der Linie 64 an. Die Einwurzelung erfolgte nun am leichtesten unter der gelben Glocke, etwas schlechter in dunkler Wärme, noch armseliger im rothen Lichte und war im blauen Lichte null, wie im Dunkeln. Dass gerade das gelbe Licht so sehr begünstigend auf die Einwurzelung wirkte, kann nicht befremden, als ja durch die Flüssig-

---

[1] Über die genaue Zusammensetzung und Bereitung dieser Flüssigkeiten, vergl. Wiesner, Heliotropische Erscheinungen.

[2] Nach der in Roscoe's Chemie angegebenen Scala.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

keit die sämmtlichen rothen Strahlen, also auch die zwischen *A* und *B*, ja vielleicht auch etwas dunkle Wärme durchgehen.

Trotzdem aber, dass die Deutung dieser Resultate keine besondere Schwierigkeit bereitete, erschien es doch geboten, näher auf die Sache einzugehen, um die vorliegende Frage mit voller Sicherheit entscheiden zu können, umsomehr, als sich bei den bisherigen Beobachtungen schon gezeigt hatte, dass oft sehr leicht zu übersehende Umstände auf die Art der Einwurzelung einen ziemlich grossen Einfluss haben. So dringen die Wurzelspitzen im absolut feuchten Raum bei niedrigerer Temperatur in den Boden ein als sonst, indem die reichlicher entwickelten Wurzelhaare und Nebenwurzeln, welche sich viel leichter an den Boden anheften als die Hauptwurzel, diese fester an die Unterlage drücken, und so, wie ich mich zu überzeugen Gelegenheit hatte, dieselbe Wirkung hervorbrachten, wie wenn man die Hauptwurzel belastet hätte. Eben diese Beobachtung war es auch, welche mir das rasche Steifwerden des ältesten Theiles der Hauptwurzel und den dadurch hervorgerufenen Reiz auf ihrer Unterseite als mit zu den Hauptfactoren in der vorliegenden Frage gehörig erscheinen liess. Es scheint auch, dass das rasche Verschwinden der Biegsamkeit überhaupt durch günstigere Vegetationsbedingungen hervorgerufen werde, wenigstens erfolgt unter allen Umständen das Eindringen der Keimwurzeln in den Boden um so leichter, je günstiger die Gesammtheit der Vegetationsverhältnisse für die Entwicklung der betreffenden Pflanzen ist.

Abgesehen von diesen Nebeneinflüssen blieb jedoch die thermische Wirkung des Lichtes ausser allem Zweifel und es musste dieselbe nun näher untersucht werden. Nach den vorliegenden Resultaten lag die Vermuthung nahe, dass ein directer Umsatz von Licht in Wärme stattfinde, da aber diese Erscheinung bisher mit Sicherheit nur in einigen wenigen Fällen constatirt war, so musste man mit umsomehr Vorsicht zu Werke gehen, wollte man dieselbe hier ganz ausser Zweifel setzen. Trotzdem gab eine einfache Ueberlegung sofort ein Mittel an die Hand diese Frage mit voller Sicherheit zu beantworten. Erzielte man nämlich eine Temperatur, welche über dem Optimum der Keimungstemperatur einer Pflanze liegt, so konnte das Licht, wenn es wirklich in Wärme umgesetzt wird, keine Begünstigung der Entwicklungs-

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

vorgänge mehr hervorrufen, sondern musste dieselben, indem die Temperatur noch erhöht wurde, eher hemmen. Um diess festzustellen, wurden nun Samen von Weizen, Gerste und Lein in einem geräumigen Luftbade aufgestellt, und zwar sowohl im Lichte, als im Dunkeln. Gleichzeitig wurde dafür Sorge getragen, dass die Luft im Luftbade möglichst dunstgesättigt blieb und dass die Beleuchtungsverhältnisse mit denen, unter welchen bisher beobachtet wurde, nach Möglichkeit übereinstimmten. Nun wurde das Luftbad mittelst einer constant brennenden Gasflamme soweit erwärmt, dass die Temperatur durch mehrere Tage, nämlich bis zum Schlusse des Versuches, beständig auf 30—32° C. blieb, eine Temperatur, welche so ziemlich dem Maximum der Keimungstemperatur des Versuchsmateriales entsprach.

Das Resultat dieses Versuches entsprach vollkommen der oben ausgesprochenen Vermuthung, dass ein Umsatz des Lichtes in Wärme stattfinde, indem nämlich die Samen bei dieser Temperatur im Dunkeln weit besser keimten und die Keimlinge sich viel kräftiger entwickelten, als im Lichte, wo die Samen zwar auch keimten, aber sichtlich verkümmerten. Eine Einwurzelung fand im Lichte überhaupt nicht statt, dagegen waren fast alle im Dunkeln gezogenen Keimlinge fest eingewurzelt. Diese vollständige Verschiebung der Verhältnisse beim Hinausgehen über das Temperaturoptimum liess wohl keinen Zweifel an der Thatsache mehr übrig, dass hier ein Umsatz von Licht (inclusive der dunklen Strahlung) in Wärme stattfindet. Ausserdem scheint mir der letzte Versuch auch die oben angeführten Angaben Rochleder's und Hunt's, dass das Licht die Keimung verhindere, zu erklären. Höchst wahrscheinlich nämlich experimentirten diese beiden Forscher beim Temperaturoptimum oder wenigstens nahezu bei solcher Temperatur, bei welcher, wie wir gesehen haben, die Keimungsvorgänge durch das Licht, wenn auch nicht vollständig verhindert, so doch sehr stark beeinträchtigt werden.

4.

Schlussbemerkungen und Zusammenfassung.

Der durch den oben beschriebenen Versuch ausser allen Zweifel gestellte Umsatz von Licht in Wärme bei keimenden Samen und ganz jungen Keimpflanzen ist von um so grösserem

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Interesse, als wohl nicht anzunehmen ist, dass die Pflanzen bei weiter vorgeschrittener Entwicklung die Fähigkeit, Licht in Wärme umzusetzen, verlieren. Findet aber eine solche Umsetzung statt, so erscheinen uns manche Erscheinungen im Pflanzenreiche viel leichter erklärlich als bisher. Einen Fall von Umsatz des Lichtes in Wärme, und zwar den ersten dieser Art constatirte Professor Wiesner bei seinen „Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transspiration der Pflanzen".[1] Hier war es möglich nachzuweisen, dass gerade die vom Chlorophyll ausgelöschten Strahlen in Wärme umgewandelt werden. Im vorliegenden Falle liegt die Sache nicht so klar, doch ist das Factum an und für sich nicht ohne Bedeutung. Als Beleg hiefür möge nur die eine Thatsache dienen, dass bei grösserer Tageslänge in höheren Breiten das Minimum der Temperatur, bei welcher eine bestimmte Pflanze noch zu gedeihen im Stande ist, niedriger ist als in geringeren Breiten.[2] Grisebach nimmt zur Erklärung dieses Factums an, dass die vergrösserte Tageslänge eine Beschleunigung der Bildungsprocesse veranlasst und so eine erhöhte Temperatur ersetzt. Nimmt man nun hier einen Umsatz des Lichtes in Wärme an, so stellt sich die Sache viel einfacher, da dann die Temperatur für die Pflanze eben erhöht ist, sie wird durch die längere Einwirkung des Lichtes gleichsam geheizt.

Es würde zu weit führen, wollte man die Sache hier ohne sichere empirische Grundlage weiter verfolgen; obiges Beispiel sollte nur auf die allgemeine Bedeutung des Phänomens hinweisen, und seien hier nur noch die Hauptpunkte dieser Abhandlung kurz zusammengefasst.

Wenn Samen oberflächlich am Boden liegend keimen, so dringen die Keimwurzeln nur unter gewissen Umständen in den Boden ein. Die Verhältnisse, welche hier besonders in Betracht kommen, sind kurz folgende:

1. Das Eindringen der Wurzeln in den Boden findet nur statt, wenn die Temperatur ein gewisses über dem unteren Nullpunkt der Keimung gelegenes Minimum, das von der Pflanzenspecies abhängig ist, übersteigt.

[1] Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. 74. Band, 1876.

[2] S. Grisebach. Vegetation der Erde. Leipzig 1872, I, p. 80&116.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

2. Dieses Minimum liegt für ein und dieselbe Pflanzenart viel tiefer, wenn die Keimlinge dem Lichte ausgesetzt sind, als wenn sie dunkel gehalten werden; diese Erscheinung rührt daher, dass ein Umsatz von Licht in Wärme stattfindet, wie durch Anwendung von Temperaturen, welche über dem Optimum der Keimungstemperatur der betreffenden Pflanzen liegen, gezeigt wurde.

3. Ein Anpressen der Wurzel an den Boden, mag diess durch Bildung von Wurzelhaaren oder von aussen her geschehen, begünstigt unter sonst gleichbleibenden Verhältnissen das Eindringen derselben. Diese Erscheinung ist möglicherweise durch den erhöhten Reiz auf der Unterseite der Wurzel zu erklären, welche ein relativ stärkeres Wachsthum der Oberseite und damit eine Krümmung der Wurzel nach der Bodenseite hin nach sich zöge.

4. Die Bodenbeschaffenheit hat insoferne auf das Eindringen der Wurzeln Einfluss, als dieses um so leichter erfolgt, je weniger Widerstand den Wurzeln von der Unterlage geboten wird.

5. Die oben erwähnten Minimaltemperaturen stehen in naher Beziehung zum Minimum und Optimum der Keimungstemperaturen der betreffenden Pflanzen, und findet im Allgemeinen umso leichter eine Einwurzelung statt, je günstiger die Vegetationsverhältnisse für die Pflanze sind.

6. Der Geotropismus der Wurzeln ist beim Eindringen desselben in den Boden in erster Linie betheiligt. Das Licht befördert denselben jedoch nur insofern, als es durch Schaffung von Wärme das Wachsthum überhaupt und damit die geotropische Abwärtskrümmung begünstigt. Hingegen ist der Heliotropismus ohne alle wesentliche Bedeutung in der Einwurzelungsfrage.

Zum Schlusse sei mir noch gestattet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Julius Wiesner, sowohl für die mir bei Durchführung der vorliegenden Arbeit geleistete Unterstützung, als auch für die mir stets in der bereitwilligsten und liebenswürdigsten Weise gespendete Anleitung und Unterweisung meinen tief gefühlten Dank hiemit öffentlich auszusprechen.